

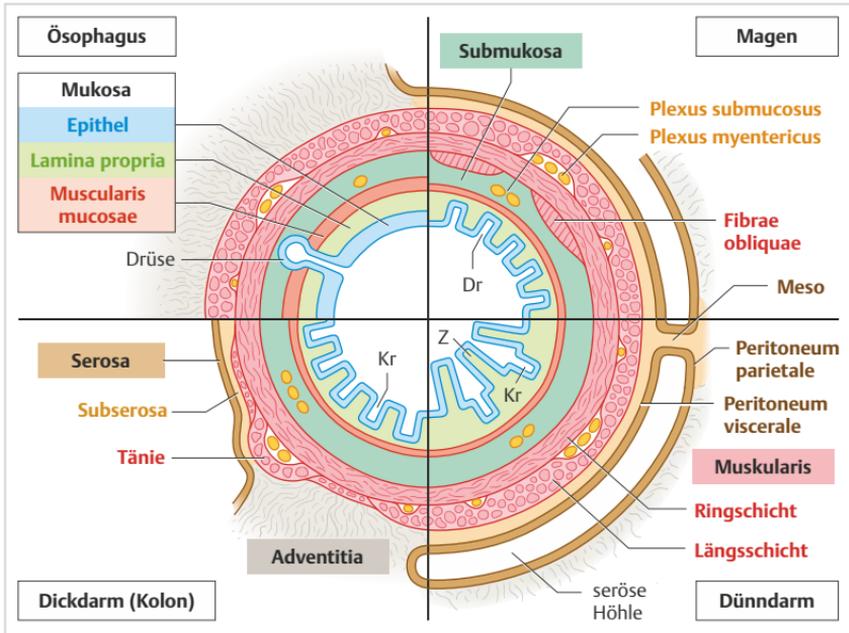
# 16 Speiseröhre und Magen-Darm-Kanal

## 16.1 Grundsätzlicher Wandaufbau

Der Rumpfteil des Verdauungskanals umfasst den Ösophagus (Speiseröhre) und den Magen-Darm-Trakt. Der Darm gliedert sich in Dünndarm (Duodenum, Jejunum, Ileum) und Dickdarm (Zäkum, Kolon, Rektum). Die Wand ist in allen Abschnitten grundsätzlich gleich aufgebaut. Sie besteht von innen nach außen aus folgenden Schichten (► Abb. 16.1):

- **Mukosa** (Schleimhaut, *Tunica mucosa*), mit den Unterabteilungen Epithel (*Lamina epithelialis*), Lamina propria (*Lamina propria*), Muscularis mucosae (*Lamina muscularis mucosae*);
- **Submukosa** (*Tela submucosa*);
- **Muskularis** (*Tunica muscularis*), mit den Unterabteilungen Ringmuskelschicht (*Stratum circulare*) und Längsmuskelschicht (*Stratum longitudinale*);
- **Serosa** (*Tunica serosa*) mit Subserosa (*Tela subserosa*), oder **Adventitia** (*Tunica adventitia*), wenn der Peritonealüberzug (Serosa) fehlt.

Die **Mukosa** weist große regionale Unterschiede auf. Dies betrifft besonders das **Epithel** und die räumliche Gestalt der Mukosa. Außer am Anfang (Ösophagus) und am Ende (Analkanal) trägt die Mukosa überall **einschichtiges Zylinderepithel**, das von einem Schleimteppich bedeckt ist. Das Epithel erfüllt, abgesehen von seinen regional spezifischen Aufgaben, überall die Funktion einer Diffusionsbarriere (junktionale Komplexe mit Tight junctions). Die **Lamina propria** besteht meist aus **zellreichem Bindegewebe mit retikulären Fasern**. Sie beherbergt terminale Verzweigungen von Blutgefäßen und Nerven, Lymphkapillaren und freie Zellen der Abwehr, die auch in das Epithel einwandern bzw. ihre Fortsätze zwischen Epithelzellen hindurchstrecken können. Die Lamina propria kann außerdem solitäre Lymphfollikel und in bestimmten Abschnitten Lymphfollikel-Aggregate enthalten, die teilweise durch die Muscularis mucosae in die Submukosa reichen können (*gut-associated lymphatic tissue, GALT*) (S.404). Die **Muscularis mucosae** ist eine **Besonderheit** von Ösophagus und Magen-Darm-Trakt und kommt in keinem anderen Hohlorgan vor (wichtig für die histologische Unterscheidung). Sie besteht aus **glatten Muskelzellen** und verleiht der Mukosa eine eigene Motilität.



**Abb. 16.1 Wandschichten des Verdauungskanals** (Querschnitte durch die Hauptteile, Schema). Ösophagus, Dün- und Dickdarm sind regional unterschiedlich entweder von Serosa oder Adventitia umgeben. Dr, Drüse. Kr, Krypte. Z, Zotte. Das Prinzip einer serösen Höhle, hier der Peritonealhöhle (Bauchhöhle), ist angedeutet. Sie ist begrenzt durch das viszerale und das parietale „Blatt“ des Peritoneums (Bauchfells). Im Bereich des „Mesos“ (des Mesenteriums) gehen die beiden Blätter ineinander über. Das Meso dient der Aufhängung der intraperitoneal gelegenen Darmabschnitte. Über das Meso gewinnen die Versorgungseinrichtungen (Gefäße, Nerven) Zugang zur Wand dieser Darmabschnitte. Entwurf: B. Kurz, Anatomisches Institut, Kiel.

16

Die **Submukosa** besteht aus lockerem Bindegewebe. Als *Verschiebeschicht* erlaubt sie der Mukosa eine gewisse Eigenbeweglichkeit gegenüber der Muskularis. Sie führt die größeren Blut- und Lymphgefäße für die Mukosa und enthält ein Nervengeflecht (*Plexus submucosus*). Ösophagus und Duodenum besitzen submuköse Drüsen (vorwiegend muköser Typ).

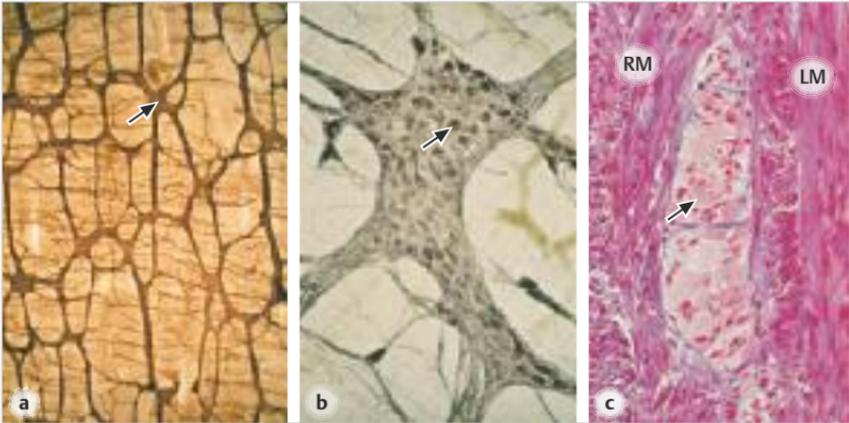
Die **Muskularis** besteht aus glatter Muskulatur (Ausnahme: die obere Hälfte des Ösophagus) und ist in eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskelschicht gegliedert. Zwischen den beiden Schichten liegt ein Nervengeflecht (*Plexus myentericus*). Die Muskularis ist für Pendel- und Segmentierungsbewegungen (Durchmischung des Nahrungsbreis) sowie Peristaltik (Weiterbeförderung des Inhalts) verantwortlich.

Die **Serosa** ist das **Peritoneum viscerales** (Bauchfell), von dem die meisten Abschnitte des Magen-Darm-Traktes überzogen sind. Die Serosa trägt an der freien Oberfläche zur Bauchhöhle hin ein einschichtiges Plattenepithel (*Mesothel*), das auf einer dünnen Bindegewebsschicht (*Lamina propria serosae*) sitzt. Mancherorts ist die Serosa durch eine etwas breitere bindegewebige Verschiebeschicht, die **Subserosa** (*Tela subserosa*), von der Muskularis getrennt. Abschnitte, die extraperitoneal (Teile von Ösophagus und Rektum) oder sekundär retroperitoneal liegen (Duodenum, Teile des Kolons) und daher keinen Serosaüberzug haben, sind durch Vermittlung einer **Adventitia** aus lockerem Bindegewebe in der Umgebung verankert.

Das **Peritoneum parietale** kleidet die Bauchhöhle (Peritonealhöhle) aus und geht am **Mesenterium** in das Peritoneum viscerales über. Es ist wie das Peritoneum viscerales aufgebaut. Die Subserosa führt somatosensorische Nervenfasern und kann viele Fettzellen enthalten. Das Peritoneum parietale ist außerordentlich **schmerzempfindlich** (heftigste Bauchschmerzen bei Bauchfellentzündung, *Peritonitis*).

► **Enterisches Nervensystem (ENS)**. Ösophagus und Magen-Darm-Trakt besitzen in der Wand ein eigenes Nervensystem (ENS oder intramurales Nervensystem). Seine wichtigsten Bestandteile sind zwei ganglienzellhaltige Nervenfasergeflechte (► Abb. 16.2): (1) Der **Plexus submucosus** ist in zwei unterschiedliche Teile gegliedert: (a) den inneren submukösen Plexus (*Meissner-Plexus*), direkt unter der Muscularis mucosae lokalisiert und für die Mukosa zuständig; (b) den äußeren submukösen Plexus, der Ringmuskelschicht anliegend und an deren Innervation beteiligt. (2) Der **Plexus myentericus** (*Auerbach-Plexus*) liegt in einem schmalen Bindegewebbett zwischen den beiden Schichten der Muskularis und innerviert diese. Enterische Ganglien besitzen weder eine perineurale Hülle noch Endoneurium, die Neurone zeichnen sich durch eine große morphologische Vielfalt und unterschiedliche Transmitterausstattung aus (s. u.). Für die Motorik des Verdauungskanal sind außerdem die **interstitiellen Zellen von Cajal (ICC)** als Schrittmacher (s. u.) und Vermittler zwischen ENS und Muskulatur wichtig.

Das ENS ist ein kompliziertes System aus erregenden und hemmenden motorischen Neuronen, sensorischen Neuronen und Interneuronen (Abkömmlinge der Neuralleiste). Als Überträgersubstanzen und Modulatoren dienen u. a. Acetylcholin, Noradrenalin, diverse Peptide, ATP und Stickstoffmonoxid (=NO, wichtiger inhibitorischer Transmitter im ENS). Das ENS verleiht dem Darm weitgehende **funktionelle Autonomie**, z. B. bei der Sekretionstätigkeit der Drüsen und der sehr komplexen Koordination der Motorik. Selbst an einer isolierten Darmschlinge lässt sich durch geeignete Reize (z. B. Dehnung der Wand) Peristaltik auslösen. Darmwand und ENS unterhalten allerdings auch intensive reziproke Beziehungen mit dem ZNS („Darm-Gehirn-Achse“): Viszeroafferenzen vermitteln sensorische Wahrnehmungen



**Abb. 16.2** Enterisches Nervensystem. **a** Aufsicht auf den Plexus myentericus. Häutchenpräparat, Anfärbung der Gliazellen durch immunhistochemische Darstellung von GFAP (S. 49). Der Plexus ist ein Netz aus Nervenfasen, das Ansammlung von Nervenzellen (Ganglien, Pfeil) enthält. **b** Ganglion bei höherer Vergrößerung. Der Pfeil weist auf eine Ganglienzelle. Färbung: immunhistochemische Darstellung eines für enterische Neurone typischen Antigens (Protein-Gen-Produkt 9.5). **c** Ganglion im Schnittpräparat; Plexus myentericus (zwischen Ring- und Längsmuskulatur, RM, LM) im menschlichen Kolon. Ganglienzellen (Pfeil) und Zellkerne von Gliazellen sind zu sehen. Azan. Vergr. 20fach (a), 200fach (b), 300fach. (Aufnahmen a und b: H. J. Krammer, Mannheim)

gen aus dem Darm ins ZNS, viszeroefferente parasymphatische und sympathische Innervation ermöglicht zentrale Steuerung der Darmfunktionen. Enge Kooperation besteht außerdem zwischen dem ENS und den enteroendokrinen Zellen des Darmepithels (s. u.).

**Interstitielle Zellen von Cajal (ICC)** sind charakteristische, schmale, verzweigte Zellen im Bindegewebe der Tunica muscularis, die untereinander sowie mit glatten Muskelzellen über Gap junctions verbunden sind. Sie sind elektrisch spontanaktiv und generieren **langsame Depolarisationswellen**, auf die sich Aktionspotenziale aufpflanzen können (Ergebnis: **Kontraktionswellen**). Die ICC werden von cholinergen und nitrergen Axonen des ENS innerviert, wahrscheinlich leiten sie die erregenden bzw. inhibitorischen Impulse an die glatte Muskulatur weiter. Zur mikroskopischen Darstellung der ICC werden immunhistochemische Färbungen benutzt.

**Funktionelle Transportstörungen** können Symptome eines Darmverschlusses verursachen (Pseudoobstruktion). **Angeborenes Megakolon** (Hirschsprung-Krankheit): Aufgrund gestörter Migration der Neurone während der Ontogenese des ENS können die Ganglienzellen im Rektum oder einem Rektum-Segment fehlen: Agangliose. Folge: Dauerkonstriktion der aganglionären Strecke (wegen fehlender inhibitorischer Einflüsse auf die glatte Muskulatur); Passage behindert oder unmöglich; monströse Erweiterung des proximal davon gelegenen Kolons. – Verzögerte Reifung der ICC bei Neugeborenen, Reduktion der ICC-Zahl oder der enterischen Neurone (Hypogangliose) kann mit schweren Störungen der Darmmotilität einhergehen.

► **Enteroendokrine Zellen.** Diese Zellen bilden **Darmhormone** (Enterohormone), die für die Koordination der komplizierten Funktionsabläufe im Gastrointestinaltrakt und seinen Anhangsdrüsen genauso wichtig sind wie die neuronalen Mechanismen. Diese Zellen sitzen einzeln verstreut (disseminiert) zwischen den Epithelzellen des gesamten Magen-Darm-Traktes. Ihre Hormone sind Monoamine und Peptide, die entweder über die Blutbahn (**endokrin**) ihre Zielzellen erreichen oder auf benachbarte Zellen (Epithel-, Abwehr-, Nervenzellen) (**parakrin**) wirken. Alle gehören zum übergreifenden **System der disseminierten endokrinen Zellen** (S.538) (► Tab. 18.2).

**Bürstenzellen, residente Abwehrzellen der Mukosa.** In allen Abschnitten des Magen-Darm-Traktes kommen einzelne **Bürstenzellen** im Epithel vor. Nach Befunden an Nagern haben sie chemosensorische Eigenschaft, können Stoffwechselprodukte von pathogenen Mikroorganismen erkennen und setzen in Kooperation mit subepithelialen Abwehrzellen (bes. ILC2) (S.362) effektive epitheliale Abwehrmechanismen in Gang (Produktion von Schleim und antimikrobiellen Substanzen, z. B. zur Austreibung der Würmer bei Helminthenbefall).

**Muzine** (MUC) sind der wichtigste Bestandteil des **Schleimteppichs** über dem Epithel (s. S. 140; fehlt meist in histologischen Präparaten). Sie werden von Epithel- und Becherzellen sowie Drüsen gebildet. Die einzelnen Abschnitte des Verdauungskanal weisen ein jeweils typisches Muster der MUC-Gen-Expression auf (Einzelheiten an entsprechender Stelle). Gemeinsam mit Muzinen werden **Trefoil-Faktor-Peptide** (TFF) in die Schleimschicht abgegeben. Sie können an Zuckerreste binden (von Muzinen, Glykoproteinen, Bakterienwänden). Ihnen werden zahlreiche unterschiedliche Funktionen zugeschrieben: Stabilisierung der Schleimschicht (TFF2), Entgiftung freier Radikale (TFF1) im Magen, Beteiligung an der Abwehr pathogener Mikroorganismen (TFF1 und 3), Beeinflussung der Neubildung epithelialer Zellen.

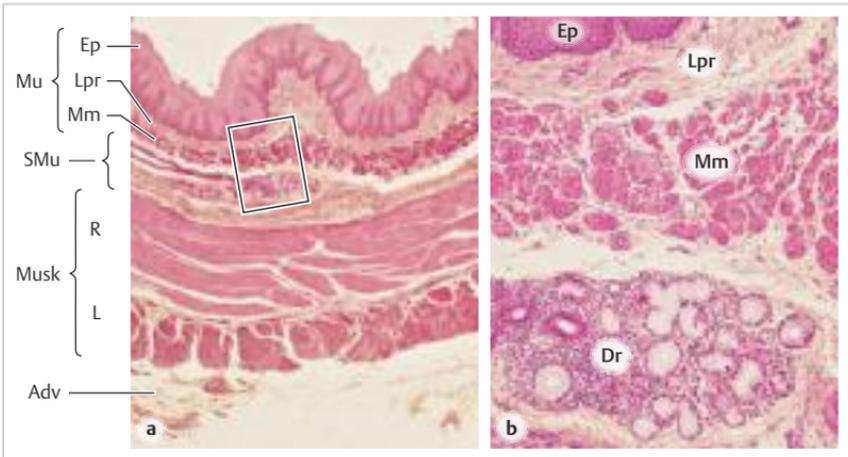
Die **Kenntnis des MUC-Musters** im Verdauungskanal, in seinen Anhangsdrüsen und auch in anderen Organen (z. B. Mamma) findet Anwendung in der pathohistologischen **Tumordiagnostik**. Muzine sind Marker für bestimmte Zellen und Gewebe; Abweichungen vom normalen MUC-Expressionsmuster, die sich im Laufe der Tumorentwicklung herausbilden, sind von diagnostischer und prognostischer Bedeutung.

### Mikroskopierhilfe Verdauungskanal allgemein

Durch Beachtung der **Muscularis mucosae** lassen sich alle Verwechslungen zwischen dem Verdauungskanal und anderen Hohlorganen vermeiden (z. B. Gallenblase/Dünndarm) (S. 486).

## 16.2 Ösophagus (Speiseröhre)

Die Wand des ca. 25 cm langen Ösophagus lässt den Schichtenbau des Verdauungskanals besonders klar erkennen (► Abb. 16.3). Die **Mukosa** besitzt ein **mehrschichtiges unverhorntes Plattenepithel** (► Abb. 7.5), das durch Bindegewebspapillen mit der Lamina propria eng verzahnt ist. Die **Lamina propria** ist reicher an Kollagenfasern und die **Muscularis mucosae** breiter als in den anschließenden Abschnitten des Magen-Darm-Traktes. Die Bauweise der Mukosa entspricht ihrer hohen mechanischen Beanspruchung durch vorbeigleitende Speisebrocken. Die Mukosa liegt längsverlaufenden Falten der Submukosa auf (daher meist sternförmiges Lumen bei Querschnitten durch den Ösophagus); sie dienen als Reservefalten, die die Erweiterung des Lumens erlauben. In der **Submukosa** liegen **muköse Drüsen** (*Glandulae oesophageae*), die Gleitschleim (MUC 5B) für die Epitheloberfläche sezernieren. In der **Muskularis** der oberen Ösophagushälfte kommen Skelettmuskulatur und glatte Muskulatur nebeneinander vor. Dabei verringert sich der Skelettmuskelanteil nach aboral kontinuierlich: Während die obersten ca. 1–2 cm fast ausschließlich aus Skelettmuskulatur bestehen (Ausläufer der Pharynxmuskulatur), überwiegt die glatte Muskulatur ab etwa einem Viertel der Länge; die untere Hälfte besteht vollständig aus glatter Muskulatur. Die Gliederung in Ring- und Längsmuskulatur ist wegen schräg (spiralg) verlaufender Faserbündel oft schwer erkennbar. Der thorakale Teil des Ösophagus ist von **Adventitia** umgeben; der kurze abdominale Teil besitzt einen Serosaüberzug. Am Mageneingang wird die Ösophagusschleimhaut abrupt von der des Magens abgelöst.



**Abb. 16.3** Ösophagus (Querschnitt) des Menschen. **a** Übersichtsbild, das die Wand-schichten zeigt: **Mu**, Mukosa mit Epithel (**Ep**, unverhorntes Plattenepithel), Lamina propria (**Lpr**) und Muscularis mucosae (**Mm**). **SMu**, Submukosa. **Musk**, Muskularis mit Ring- und Längsschicht (**R**, **L**). **Adv**, Adventitia, teilweise abgerissen. **b** Der Ausschnitt aus (a) zeigt muköse Drüsen (**Dr**) in der Submukosa. H.E. Vergr. 12fach (a) und 75fach (b).

**Ösophagusvarizen.** Bei Hochdruck in der **V. portae hepatis** (Pfortader), z. B. infolge einer Leberzirrhose, wird viel Blut aus den unpaaren Bauchorganen über Venen der Ösophaguswand in die **V. cava superior** umgeleitet (*portokavale Anastomosen*). Die dünnwandigen Venen der Lamina propria und Submukosa sind massiv erweitert. Bei Ruptur (Zerreiung) dieser Venen kommt es zu lebensbedrohlicher Blutung.

**Refluxösophagitis.** Insuffizienz des Verschlussmechanismus am Übergang Ösophagus/Magen führt zum Rückfluss (Reflux) von aggressivem Magensaft in den Ösophagus („Sodbrennen“) und zur Schädigung und Entzündung der Mukosa (*Ösophagitis*). Bei chronischer Refluxkrankheit kann sich die Schleimhaut des unteren Ösophagus in eine Dünndarm-ähnliche Schleimhaut (mit Krypten und Becherzellen) umwandeln (intestinale Metaplasie, **Barrett-Ösophagus**) mit stark erhöhtem Risiko der malignen Entartung: **Barrett-Karzinom** (Adenokarzinom). Das häufigere **Plattenepithelkarzinom** des Ösophagus entsteht weiter oral.

## Mikroskopierhilfe: Verwechslungsmöglichkeiten Ösophagus

Durch seine typische Wandstruktur (Plattenepithel, Muscularis mucosae, Drüsen, Schichtung der Muskulatur) ist der Ösophagus praktisch unverwechselbar.

## 16.3 Magen

Der Magen (*Gaster*) dient der Speicherung, der mechanischen und chemischen Aufbereitung sowie der Portionierung des Nahrungsbreis (*Chymus*). Die Magenschleimhaut ist mit einem einheitlichen **Schleim-bildenden Oberflächenepithel** sowie **tubulösen Magendrüsen** ausgestattet. Der **Magensaft** (bis zu 3000 ml pro Tag) ist eine Gemeinschaftsproduktion des Oberflächenepithels und der Magendrüsen und enthält Muzine, Salzsäure (maximal pH 1,5), Pepsine (proteolytische Enzyme) und Magenlipase. Außerdem werden in der Schleimhaut *Hormone* und der *Intrinsic Factor* (zur Resorption von Vitamin B<sub>12</sub> im Ileum) gebildet. Die **Magendrüsen** unterscheiden sich histologisch und funktionell in den einzelnen Magenregionen: *Pars cardiaca*, *Corpus/Fundus*, *Pars pylorica*.

### 16.3.1 Wandschichten

Die **Mukosa** und **Submukosa** sind in Längsfalten aufgeworfen, die bei starker Magenfüllung verstreichen. Die **Muskularis** weist im Korpusbereich außer der Ring- und Längsmuskelschicht stellenweise eine zusätzliche Schicht schräg verlaufender Muskelzellen (*Fibrae obliquae*) auf. Am Magenausgang (*Pylorus*) ist die Ringmuskelschicht zu einem Schließmuskel verdickt (*M. sphincter pyloricus*). Der Magen ist von **Serosa** überzogen.

16

### 16.3.2 Magenschleimhaut

Die Mukosa ist etwa 1 mm hoch und mit einem ca. 300 µm dicken **Schleimteppich** bedeckt, der das Oberflächenepithel vor den aggressiven Komponenten des Magensaftes (S.470) schützt. Bei Lupenvergrößerung weist die Mukosa ein Oberflächenrelief in Form der Magenfelder (*Areae gastricae*) auf. Diese sind von mikroskopisch kleinen trichterförmigen Vertiefungen, den Magenrübchen (*Foveolae gastricae*), durchsetzt. Die **Oberfläche** einschließlich der Foveolae ist im **ganzen** Magen einheitlich mit einem einschichtigen **Schleim-bil-**

**denden Zylinderepithel** bedeckt, das einen wesentlichen Teil des Schleimtep-pichs liefert (MUC5AC). Ein anderer Teil (MUC6) kommt aus den Drüsen: Neben-zellen des Corpus/Fundus und Pylorus-Drüsen (s. u.).

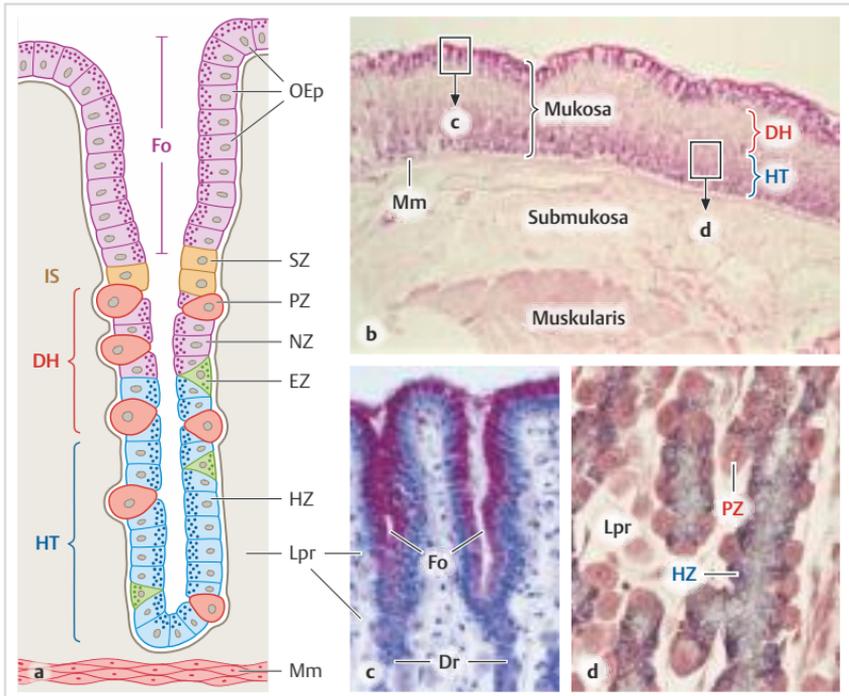
Von den Foveolae aus ziehen tubulöse **Magendrüsen** in die Lamina propria und nehmen die restliche Höhe der Schleimhaut bis zur Muscularis mucosae ein. Die Lamina propria bildet eine schmale Umhüllung der Drüsenschläuche. Der Übergang von der Foveola zum Drüsenschlauch wird als **Isthmus** bezeichnet. Die Drüsen im **Corpus und Fundus** weisen mehrere Typen von exokrinen Zellen auf, die Drüsen von **Pars cardiaca** und **Pars pylorica** besitzen jeweils einen einheitlichen mukösen Zelltyp (S. 469). Außerdem kommen in den Magen-drüsen endokrine Zellen vor.

## Drüsen von Corpus und Fundus

Die Drüsen in den Regionen von Corpus und Fundus (*Glandulae gastricae propriae*) besitzen *Nebenzellen*, *Parietalzellen* (Belegzellen) und *Hauptzellen* sowie *endokrine Zellen*. Die exokrinen Zelltypen sind nicht gleichmäßig über den Drüsenschlauch verteilt (► Abb. 16.4): Die obere Hälfte (**Drüsenhals**) enthält vor allem Nebenzellen und Parietalzellen. In der unteren, gewundenen Hälfte (**Hauptteil**) herrschen die Hauptzellen vor.

► **Nebenzellen.** Die Nebenzellen (engl.: *mucous neck cells*) tragen durch Sekretion von **Muzin** (MUC 6) zum oberflächlichen Schleimteppich bei. Sie sitzen als schmale, blass gefärbte Elemente zwischen den dicken Parietalzellen.

► **Parietalzellen.** Die Parietalzellen (**Belegzellen**) sezernieren Protonen und Chlorid-Ionen (→ **Salzsäure**) sowie den **Intrinsic Factor**, ein Glykoprotein, das für die Resorption von Vitamin B<sub>12</sub> im Ileum erforderlich ist. Salzsäure wirkt bakterizid, denaturiert Nahrungsproteine und ist Voraussetzung für die Aktivität der Pepsine (s. u.). Die Parietalzellen sind wegen ihres Reichtums an Mitochondrien *azidophil*. Ihre Basis buckelt sich in die Lamina propria vor, die Zellen wirken wie basal aufgelagert (daher „Belegzellen“). Die apikale Plasmamembran ist unter Bildung von „*intrazellulären Canaliculi*“ eingestülpt (► Abb. 16.5). Diese Membran ist Sitz einer **Protonenpumpe** (H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase), die (im Austausch gegen K<sup>+</sup>-Ionen) Protonen gegen ein riesiges Konzentrationsgefälle aus der Zelle (pH 7) in den Magensaft (maximal pH 1,5) transportiert (► Abb. 16.6). Bei sekretorisch aktiven Parietalzellen ist die apikale Plasmamembran im Bereich der Canaliculi durch Mikrovilli enorm vergrößert. Beim Übergang in den ruhenden Zustand wird ein Großteil des Membranmaterials durch Endozytose in den Intrazellulärraum zurückgenommen, hier in Form flacher Membranzisternen (im Schnittbild Tubuli und Vesikel) gelagert



**Abb. 16.4 Magenschleimhaut (Corpus/Fundus).** **a** Aufbau der Foveola (Fo) und der Magendrüse (Schema; die Drüse ist im Verhältnis zur Foveola tatsächlich viel länger). IS, Isthmus. DH und HT, Drüsenhals und Hauptteil der Drüse. OEp, Oberflächenepithel. SZ, Stammzelle. PZ, Parietalzelle. NZ, Nebenzelle. EZ, endokrine Zelle. HZ, Hauptzelle. Lpr, Lamina propria. Mm, Muscularis mucosae. **b** Histologisches Übersichtsbild (menschlicher Magen, Färbung H.E. und PAS zur Darstellung der Muzine). Die Foveolae nehmen höchstens  $\frac{1}{5}$  der Schleimhauthöhe ein. Die Region der Drüsenhälfte ist wegen der zahlreichen Parietalzellen azidophil, der Hauptteil wegen der vielen Hauptzellen basophil. **c** und **d** Ausschnitte aus (b). Dr, Drüse. Vergr. 13fach (b), 150fach (c), 300fach (d). (Quelle: Aufnahmen b und d: B. Kurz, Anatomisches Institut, Kiel)

16

und bei erneuter Aktivierung wieder durch Exozytose in die Plasmamembran eingefügt (S.85) (► Abb. 16.5).

Für die sehr komplexe **Regulierung der Säuresekretion** sind das autonome Nervensystem, das intramurale ENS und Enteroenzyme verantwortlich. **Stimuliert** werden die Parietalzellen u. a. durch **Acetylcholin** (Parasympathikus), **Gastrin** (Peptidhormon aus G-Zellen (S. 469) der Pylorus-Drüsen und des Duodenums) und **Histamin** aus benachbarten ECL-Zellen (*enterochromaffin-like*